©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Beitrag zur Entwicklung von *Hypolagus* und *Lepus* (Lagomorpha, Mammalia) im Pliopleistozän von Mitteleuropa

Von FLORIAN A. FLADERER

(Institut für Paläontologie der Universität Wien, Universitätsstraße 7, 1010 Wien)

Mit 8 Abbildungen im Text

(Vorgelegt in der Sitzung der mathem.-naturw. Klasse am 15. Oktober 1987 durch das w. M. H. ZAPFE)

Inhalt

Zusammenfassung
Summary
1. Einleitung
2. Material und Methode
3. Morphogenetische Auswertung und biostratigraphische Folgerungen
4. Funktionsmorphologische Interpretation
5. Taxonomische Schlußfolgerungen
6. Testmöglichkeit und Ausblick
7. Nachtrag
8. Literatur

Zusammenfassung

Eine Durchsicht des an Hasenartigen sehr reichen Fundmaterials von Deutsch-Altenburg, Niederösterreich (± 4,0 bis ± 1,3 MA), erbrachte neue Einsichten in die Entwicklung der holarktischen Leporidengattung *Hypolagus* im Pliozän und Altpleistozän Europas. Aufgrund von Vergleichen mit Faunen von Polen und der ČSSR wird eine Trennung in eine pliozäne Spezies *H. beremendensis* und in eine pleistozäne *H. brachygnathus* vorgeschlagen.

In Korrespondenz mit bisherigen Dokumentationen altpleistozäner Vertreter von *Lepus* werden von diesem mindestens zwei Arten im Altpleistozän von Mitteleuropa erkannt.

Summary

New facts concerning the evolution of the holarctic leporids *Hypolagus* and *Lepus* from the Pliocene and the Early Pleistocene of Europe have resulted from preliminary comparisions between the faunas of Deutsch-Altenburg, Lower Austria (± 4.0 to ± 1.3 MA) and those of Czechoslovakian and Polish sites. Changes in the enamel patterns of P^2 and P_3 permit a differentiation into the Pliocene species *H. beremendensis*

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

(PETÉNYI, 1864) and the Pleistocene species *H. brachygnathus* KORMOS, 1934.

There also seems to be at least two coexisting species of *Lepus* in DA. This corresponds to some poor accounts of Early Pleistocene *Lepus* in the older literature.

1. Einleitung

Angehörige der mit den Echten Nagetieren nicht näher verwandten, aber wegen ähnlicher Lebensweise und typischem Nagergebiß im System zum Teil noch heute fälschlicherweise mit diesen vereinigten Hasenartigen gehören zu den häufigeren Elementen in den Kleinsäugerfaunen des Pliopleistozäns von Europa. Zahlreiche faunistische und taxonomisch-phylogenetische Studien haben in den letzten fünfzig Jahren über Vorkommen und Entwicklung berichtet (KORMOS 1934, SCHREUDER 1937, KOWALSKI 1958, KRETZOI 1956, FEJFAR 1961, SULIMSKI 1964, SYCH 1965–1980 und andere).

Zahlreiche Publikationen über die Faunen des Fundkomplexes Deutsch-Altenburg, etwa 30 km östlich von Wien gelegen, haben für das Verständnis der pliopleistozänen Säugetierentwicklung unentbehrliche Daten geliefert (Literatur bei MAIS & RABEDER 1984). Eine erste genauere Durchsicht der Lagomorphen hat Ergebnisse gebracht, die hier als kurzer Vorbericht dargestellt werden und als vorläufig zu betrachten sind.

Diese Studien werden am Institut für Paläontologie der Universität Wien durchgeführt und durch ein Forschungsstipendium des Bundesministeriums für Wissenschaft und Forschung gefördert. Den Verantwortlichen in diesen Institutionen und der Österreichischen Akademie der Wissenschaften – für die Vermittlung der Forschungsaufenthalte in der ČSSR – sei gedankt. Bearbeitungen der Fossilien von Deutsch-Altenburg wurden durch die Projekte 2265, 3428 und 4755 vom Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung ermöglicht. Herrn Prof. Dr. G. RABEDER danke ich besonders für die Anregung zu dieser Studie und die kritische Durchsicht des Manuskripts.

2. Material und Methode

Im Oberkiefer der leporiden Lagomorphen stehen zwei Paar Inzisiven, die durch ein breites Diastem von der Backenzahnreihe – 3 Prämolaren und 3 Molaren – getrennt sind. Die Unterkieferformel lautet 1 0 2 3. Die Zähne sind hypsodont: Die Zahnabnutzung (Thegosis) – vor allem durch den großen Anteil an Hartgräsern im Nahrungsspektrum – wird durch kontinuierliches Nachwachsen auf Lebenszeit ausgeglichen (Abb. 1).

In der Mahl- und Schleifphase der Kaubewegung beschreibt der Unterkiefer eine von ventral nach dorsal und zugleich von außen nach innen gerichtete Bewegung (eine genaue Analyse der Kaubewegung von *Oryctolagus* liegt von ARDRAN et al. 1958 vor). Durch diese lagomorphe Art eines entectalen Kauens, welches jenem der Wiederkäuer viel

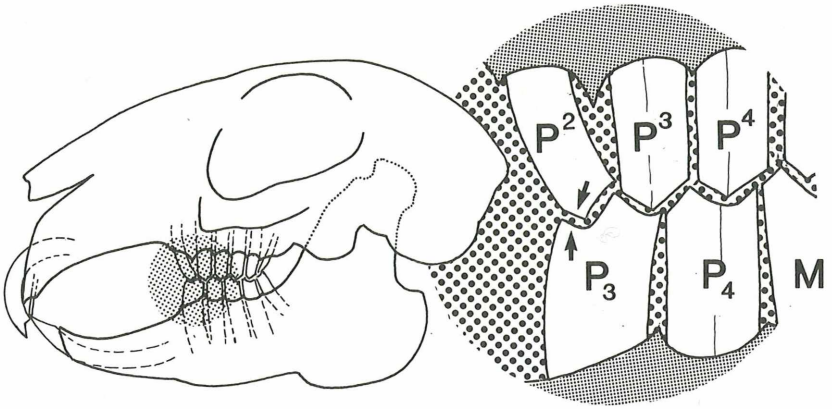

Abb. 1: Linguale Ansicht der occludierenden Zahnpaare P^2/P_3 und P^3/P_4 bei den Leporidae am Beginn der Mahlphase (siehe Abb. 6), halbschematisch.

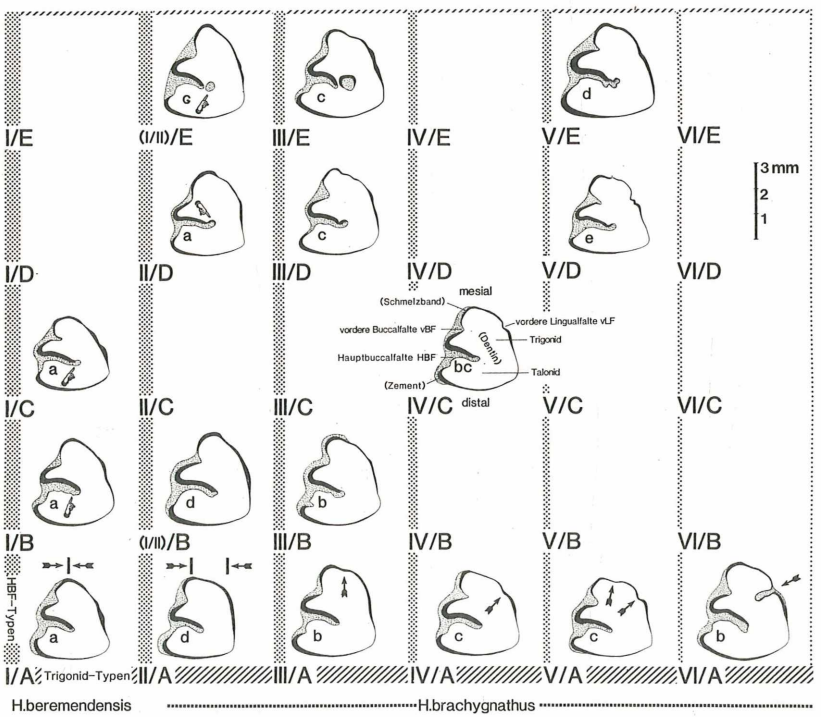

Abb. 2: Morphotypenschema des P_3 von *Hypolagus* aus dem Pliopleistozän von Deutsch-Altenburg, Niederösterreich, und Węże, Polen (Typ B/I). Differenzierungen der Hauptbuccalfalte und des Trigonids als Merkmale auf den Koordinaten, a–e: untergeordnetes Merkmal „Differenzierung der buccalen Talonidwand", Leerfelder: Position von hypothetischen oder nicht dargestellten (aber beobachteten) Typen. Weitere Erklärungen im Text.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

ähnlicher ist als jenem der Nagetiere (vgl. LOPEZ MARTINEZ 1985), wird die Kau-„Fläche" der Backenzähne in transversale Furchen und Grate gegliedert (Kau- oder Attritionsrelief). Das Querschnittsbild in Aufsicht (occlusal) oder in Anschliffen zeigt im taxonomisch besten Fall ein arttypisches Muster, welches durch Einfaltungen bzw. Antiklinalen des harten Schmelzbandes um den weicheren Dentinkern bestimmt wird (Abb. 2 und 5). Innerhalb der Arten oder Populationen zeigen sich Varianten des Grundmusters. Am Einzelzahn sind im Falle der hier untersuchten Gruppe nur bei sehr juvenilen Individuen und in Ausnahmefällen mit aberranten Strukturen Unterschiede des Musters zwischen Occlusalbereich (kauflächenwärts) und Radicalbereich (wurzel- oder alveolenwärts) zu beobachten.

Für die taxonomische Gliederung der Leporidae und deren phylogenetische Rekonstruktionen finden vorrangig die jeweils vordersten Prämolaren P^2 und P_3 Verwendung. Die hier verwendete Terminologie lehnt sich an FEJFAR 1961 an. Zum besseren Verständnis werden Lage- und Richtungsangaben in Berücksichtigung der Internationalen Regeln der anatomischen Nomenklatur vorgeschlagen (z. B. „Hauptbuccalfalte" statt Hauptaußenfalte sensu FEJFAR).

Es wird versucht, sämtliche Zahnindividuen, die von einem Fundort oder einer Fundschicht bekannt sind, metrisch zu erfassen und morphologisch zu beschreiben.

Anzahl der untersuchten P_3 im Fundstellenkomplex von Deutsch-Altenburg:

Altpleistozän (± 1,3 bis ± 1,8 Ma):	DA	4B	44	42
	DA	2A, C_2, D, E	–	15
	DA	$2C_1$	236	3
	DA	30	4	–
Pliozän (± 1,8 bis ± 2,5 Ma):	DA	9, 20, 21	8	–
			292	60

Mit einem Schema wird versucht, die morphologische Variabilität zu beschreiben und metrisch zu erfassen. Das Kontinuum der beobachteten Schmelzbandmuster wird durch Analyse einzelner Merkmale bzw. Merkmalskomplexe in einzelne „Morphotypen" gegliedert und in ein Koordinatenschema eingeordnet.

In einem zweidimensionalen Schema wird die Variabilität von zwei Merkmalen dargestellt; weitere Merkmale bleiben unberücksichtigt. Diese können in einem zweiten Schema verwendet werden. Bei „Funktionieren" des Morphotypenschemas erweist sich die Änderung in den Morphotypenfrequenzen (Darstellung der prozentuellen Anteile der Morphotypen in einem Feld, Population, Probe, Fundstelle usw.) als Entwicklung in der Zeit. Im ursprünglichen Koordinatenschema zeigen sich diese evolutiven Veränderungen in einer Ablöse der primitiven Typen durch fortschrittliche.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Für die Darstellung des P_3 von *Hypolagus* werden die ersten beiden der folgenden Merkmale verwendet (Abb. 2).

Differenzierung des Trigonids (Trigonid-Typen I–VI) = Merkmal x

I – kurzes dreieckiges Trigonid mit schmalem abgerundeten mesialen Ende (Mesialantiklinale); die mesio-distale Länge des Trigonids entspricht etwa jener des dahinter liegenden Talonids,

I/II (Übergangstyp) – mesio-distal gestrecktes Trigonid mit schmalem mesialen Ende; die mesio-distale Länge ist deutlich größer als jene des Talonids,

II – mesiolingual verbreitertes Trigonid; deutliche Mesialseite ohne mesiale Einziehung des Dentinkerns,

III – mesiolingual verbreitertes Trigonid mit konkaver Mesialseite,

V – mesiale und linguale Einziehung der Schmelz-Dentin-Grenze,

VI – echte vordere Lingualfalte vLF mit Zementfüllung.

Differenzierung der Hauptbuccalfalte HBF (HBF-Typen A–E) = Merkmal y

A – der dicke mesiale Schenkel der HBF geht ohne Komplikation in den dünnen distalen Schenkel über,

B – der dünne distale Schenkel ist leicht gewellt; im lingualen Bereich der HBF kann durch die Faltenbildung der Eindruck einer Eintiefung entstehen,

C – die HBF ist deutlich eingetieft, ohne merkliche Einbeziehung (Verlängerung) des dicken mesialen Schenkels,

D – der dicke mesiale Schenkel ist verlängert, der mesiale Anteil der zusätzlichen Schlinge im Innenbereich der HBF ist deutlich verdickt,

E – deutliche Schlingenbildung bzw. Komplikation des Innenbereichs der HBF; durch Abschnürung kann es zur Inselbildung kommen.

Differenzierung der buccalen Talonidwand (Talonid-Typen a–e)

a – der distale dünne Schenkel der HBF (= mesiale Talonidwand) bildet im Buccalbereich einen scharfen Knick: angulares Trigonid („beremendensis-Kante"),

b – bilobates Talonid, entsteht bei langer mesialer Talonidwand bzw. durch eine akzessorische Einfaltung der buccalen Talonidwand vor der distalen Antiklinale,

c – konkaves Talonid; die mesiobuccale Grenzlinie zwischen Schmelz und Dentin ist deutlich konkav,

d – hohes Talonid ohne deutliche Stufe zwischen distalem Schenkel der HBF und der distalen Buccalantiklinale,

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

e – niederes Talonid; der distale Schenkel der HBF geht in sanftem Bogen in die distale Antiklinale über; breiter Mündungsbereich der HBF.

Talonid-Typ a ist als wesentlichstes Bestimmungsmerkmal anzusehen.

3. Morphogenetische Auswertung und biostratigraphische Folgerungen

Im Falle des P_3 kann das Morphotypenschema – erstellt nach Durchsicht des Materials von Deutsch-Altenburg und nach Daten aus der Literatur über weitere europäische Fundstellen – auf die Leporidenfunde der ČSSR angewendet werden. Im speziellen Fall können bereits Einzelfunde von *Hypolagus* über das Alter der Fundstelle Auskunft geben. Die Entwicklung der Gattung *Hypolagus* kann biostratigraphisch verwertet werden:

Csarnótium („Mittelpliozän", Oberpliozän, ± 4,5 bis ± 2,5 MA):

Trigonid-Typ I ausschließlich bis vorherrschend; angulares Talonid (Typ a) = „beremendensis-Kante" ausschließlich bis vorherrschend; HBF-Typ E noch nicht beobachtet.

Fundstellen der ČSSR: Ivanovce (MN 15)
Hajnáčka (MN 16a)

Villányium (oberstes Oberpliozän + Ältestpleistozän, ± 2,5 bis ± 1,3 MA):

Trigonid-Typ I seltener, Tr-Typ II vorherrschend, „beremendensis-Kante" häufig.

Fundstellen der ČSSR: Koliňany 1 (MN 17)
Včeláre 3B3, 5, 7 (MN 17)
Mokrá 1 (Kislangium = Ältestpleistozän)

Biharium (Altpleistozän, ± 1,3 bis ± 0,7 MA):

Trigonid-Typ I ± fehlend, Tr-Typen IV–VI auftretend; „beremendensis-Kante" sehr selten.

Fundstellen der ČSSR: Včeláre 4E (älteres Biharium)
Chlum 6 (älteres Biharium)
Holstejn (älteres Biharium)
Mladeč (mittleres Biharium)
Chlum 4 (mittleres Biharium)
Stránská skala (mittleres Biharium)

4. Funktionsmorphologische Interpretation

Die im Abschnitt 2 und 3 dargestellte Ablösung des Trigonid-Typs I durch den Typ II bedeutet eine Verlängerung, d. h. Streckung des Trigonids nach mesial. Gleichzeitig wird der Kaubereich verbreitert. Dadurch erhält die transversale Komponente der orthectentalen Kaube-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

wegung – sie beschreibt zusammen mit der longitudinalen Komponente ein Ellipsoid – in der buccal-lingual gerichteten Mahlphase eine Erweiterung (Abb. 6a, b). Diese Verlängerung der Schneidephase im Trigonidbereich impliziert eine Verlängerung im dahinterliegenden Bereich: die Hauptbuccalfalte kann eingetieft werden und Differenzierung erfahren. Funktionell kommt dem mesialen Schenkel aus dickem Schmelz die Aufgabe des unteren Scherenbalkens der orthalen Komponente zu. Zusätzliche Wellung oder Fältelung der Buccalfalte („externe Hypostria" sensu DAWSON 1958) sind auch auf den dahinter liegenden Zahnpositionen P_4 und M_2 zu beobachten.

Der Gewinn an zusätzlicher Kaufläche sowie die Komplikation und Verlängerung der Schneidekanten können als Manifestationen einer Erhöhung der Kauleistung interpretiert werden. Diese dürfte der Entwicklung der Gattung *Hypolagus* eine Richtung gegeben haben. Am Ende dieser Entwicklung ist ein Stadium erreicht, das dem P_3 der heute dominanten Leporidengattung *Lepus* sehr nahe kommt (vgl. Abb. 2 Typ V/E und VI/A mit Abb. 4a): Akzessorische Strukturen im lingualen Bereich der HBF (Typ E), die eine Verlängerung der Schneidekante darstellen, mesiale Konkavität (Trigonid-Typen III und IV) und vordere Lingualfalte vLF (Typ VI), die dem erweiterten Kaubereich durch Schmelzschlingen innere Festigkeit verleihen.

Nach DAWSON 1958 lassen sich *Lepus* und *Hypolagus* in voneinander getrennten Entwicklungslinien auf den miozänen neuweltlichen *Archaeolagus*-Kreis zurückführen. In der Ähnlichkeit der P_3 kann nur die Folge einer Parallel-Entwicklung vorliegen. Das Grundmuster des P_3 von *Lepus* aus dem Altpleistozän Niederösterreichs und der ČSSR zeigt Abb. 4a: Die HBF reicht bis an die linguale Wand und Mesialfalte; die mesiale Lingualfalte ist allerdings häufiger nicht ausgebildet. Erste vorläufige Ergebnisse über die Untersuchungen von *Lepus* in Deutsch-Altenburg siehe Abschnitt 5. Das Gerade-nicht-Erreichen des Evolutionsniveaus der Gebißstruktur von *Lepus* dürfte neben anderen Unterschieden im Skelettbau eine Mitursache am Aussterben von *Hypolagus* am Beginn des Mittelpleistozäns gewesen sein. In einer funktionsmorphologischen Studie am Vordergliedmaßenskelett der beiden Gattungen wird die zunehmende Spezialisierung zu echten Fluchtläufen bei *Lepus* als Vorteil gegenüber dem geringer cursorial spezialisierten *Hypolagus* vermutet (FLADERER 1984, ähnlich bei SYCH 1965).

5. Taxonomische Schlußfolgerungen

Überreste der Gattung *Hypolagus* werden in einem Nachlaß von PETÉNYI – ursprünglich von diesem als *Lepus beremendensis* bezeichnet – 1864 aus Beremend, Südungarn, einer ersten Dokumentation zugeführt. Die Bezeichnung „brachygnathus" geht auf KORMOS 1930 zurück. 1934 gibt dieser eine kurze Diagnose des „mittelgroßen Hasen, welcher auch in Beremend . vorkommt" an Hand eines Typus von Villány 3 und bezeichnet ihn als *Hypolagus brachygnathus* n. sp. Obwohl KRETZOI

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

1962 zum wiederholten Mal auf die Synonymie und die Priorität der PETÉNYIschen Bezeichnung verwiesen hat, wurde von vielen Autoren doch jene Bezeichnung bevorzugt, die auf die Morphologie des Vorderschädels Bezug nimmt. An der Synonymie bzw. der Validität der beiden Namen für eine einzige vom Pliozän bis ins älteste Mittelpleistozän persistierenden Art wurde kaum gezweifelt (vgl. SYCH, 1980: *Hypolagus brachygnathus* KORMOS 1934). SULIMSKI 1964 (s. 161) allein schreibt von zwei Arten – vermutlich in besonderer Berücksichtigung der älteren Literatur und weniger aus taxonomischen Überlegungen: „*H. brachygnathus* Kormos (from Befia near Nagyvárad . . .) und *H. beremendensis* (Petényi) (from Beremend-5 .) do not differ by their dimensions and morphology of dentition. Insignificant deviations recorded in the structure of P_3 constitute an only difference. In the former, the lingual edge of the premolar is rounded up, while in the latter, it is sharper". Auf Grund der Variabilität von über 50 P_3-Individuen von Węże bezüglich dieser linguodistalen Kante stellt SULIMSKI den Leporiden zu *H. brachygnathus* KORMOS. Er stellt weiters an Serienschliffen fest, daß diese Ecke im Querschnitt des wurzelwärtigen Abschnittes spitz ist und das Schmelzbandmuster mit *Pliolagus beremendensis* KORMOS identisch ist; im oberen, occlusalen Bereich entsprechen sie einem „typischen" *H. brachygnathus* mit gerundeter Lingualecke.

Die vorübergehend auch von KORMOS und KRETZOI gebrauchte Gattungsbezeichnung *Lagotherium* CROIZET & JOBERT 1828 anstatt *Hypolagus* DICE 1917 konnte nicht aufrechterhalten werden, da die betroffenen villafranchischen Lagomorphen von Perrier in der Auvergne einen typischen leporinen P_3 mit tiefer Hauptbuccalfalte haben; sie sind möglicherweise der Gattung *Oryctolagus* zuzuordnen.

Die in den Abschnitten 2 und 3 dargestellten Unterschiede der „mittel"-pliozänen und der biharischen Formen der Gattung *Hypolagus* lassen eine Trennung in zwei Morphospezies als zweckmäßig erscheinen. Auf den Vorschlag eines neuen Namens wird verzichtet. Auf Grund der häufigen Verwendung der beiden Synonymen wird folgende Aufgliederung vorgeschlagen:

Hypolagus beremendensis (PETÉNYI 1864): Trigonid-Typ I, Talonid-Typ a (= „beremendensis-Kante"). Typlokalität: Beremend 1, Südungarn (MN 16); (oberstes Csarnótium, Pliozän). Weitere Lokalitäten: Węże, Polen (MN 15); Ivanovce (MN 15) und Hajnáčka (MN 16), ČSSR; Deutsch-Altenburg 9, 20 und 21 (MN 16). Zu dieser Spezies sind vermutlich auch (alle?) als *Pliolagus* beschriebene Formen zu stellen (vgl. SULIMSKI 1964: 162, SYCH 1965: 62 ff.).

Hypolagus brachygnathus (KORMOS 1934): Trigonid-Typen II bis VI, häufige Differenzierung der Buccalseite des Talonids. Typuslokalität: Villány 3, Südungarn; diese Fundstelle gehört dem Ältestpleistozän an, in welchem die hochevoluierten Trigonid-Typen V und VI noch nicht auftreten. Für weitere Vergleiche werden als typische *brachygnathus*-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Fundstellen folgende Lokalitäten vorgeschlagen: Kamyk, Polen (unteres Biharium); Včeláre 4E und Chlum 6, ČSSR (unteres Biharium); Deutsch-Altenburg $2C_1$ und 4B (unteres Biharium).

In weniger als 1 % der P_3-Individuen von DA $2C_1$ tritt in mehr oder minder deutlicher Ausprägung eine Lingualfalte im distalen Bereich gegenüber der Hauptbuccalfalte auf (Abb. 3). Eine Hauptlingualfalte in

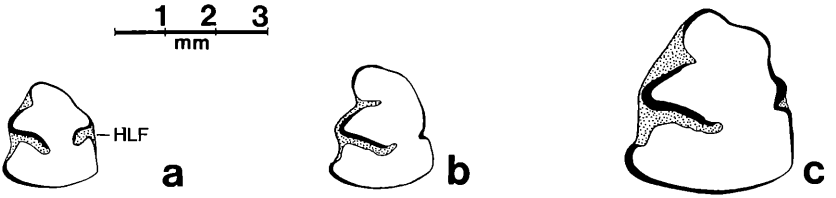

Abb. 3: Atavistische Hauptlingualfalte („Alilepus-Falte")
Fig. a. *Hypolagus beremendensis*, juvenil, DA 9/3/3, „Mittelpliozän"
Fig. b. *H. brachygnathus*, juvenil, DA $2C_1$/68/85, Altpleistozän.
Fig. c. *H. brachygnathus*, adult, DA $2C_1$/68/217, Altpleistozän.

dieser Position ist Charakteristikum des eurasiatischen pliozänen Genus *Alilepus* DICE 1931. Aus dem *Archaeolagus-Alilepus*-Kreis hat die Entwicklung von Hypolagus seinen Anfang genommen (vgl. KORMOS 1934, DAWSON 1958). Das Auftreten der Hauptlingualfalte insbesonders in Jugendstadien *Hypolagus* wird als Atavismus bewertet. Es zeigt sich auch eine Abnahme der Häufigkeit dieses *Alilepus*-Stadiums von *H. beremendensis* zu *H. brachygnathus*.

Der älteste Nachweis der Gattung *Lepus* in Österreich ist aus dem unteren Biharium von DA $2C_1$ zu dokumentieren. Etwa 0,3 % der hier auftretenden Leporiden gehören der modernen Gattung an. In der jüngeren Hauptfundschicht DA 4B beträgt das Verhältnis zu *Hypolagus* etwa 50 : 50.

In Morphologie und Abmessungen stimmen diese Formen (Abb. 4a) mit *Lepus terraerubrae* KRETZOI 1956 aus dem mittleren Biharium von Monte Peglia, Italien (siehe VAN DER MEULEN 1973) überein. Ein einziger P_3 aus Tatinja draga, Dalmatien, ebenfalls etwas jünger als DA 4B, liegt ebenfalls im Typenspektrum dieser Formen. Mit *L. terraerubrae* werden von KRETZOI 1956 und 1962 zahlreiche Hasenreste zwischen dem „Mittelbiharium" und dem frühen Mittelpleistozän von Ungarn und Rumänien benannt. Inwieweit *Lepus praetimidus* KRETZOI 1944, beschrieben aus dem frühen Mittelpleistozän von Solymár, Ungarn (JÁNOSSY 1969), und von Sudmer-Berg 2, Mitteldeutschland (KOENIGSWALD 1972), mit *L. terraerubrae* synonym ist, sollen weitere Untersuchungen klären. Der mittelpleistozäne *Lepus* aus Hundsheim, Niederösterreich, zeigt mehr Ähnlichkeit zum heutigen *europaeus-timidus*-Kreis. Nach ersten Vergleichen ist eine unmittelbare Ableitung der rezenten Arten von der Hundsheimer Form nicht auszuschließen. Dagegen ist anzunehmen, daß *L. terraerubrae* weder unmittelbarer

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

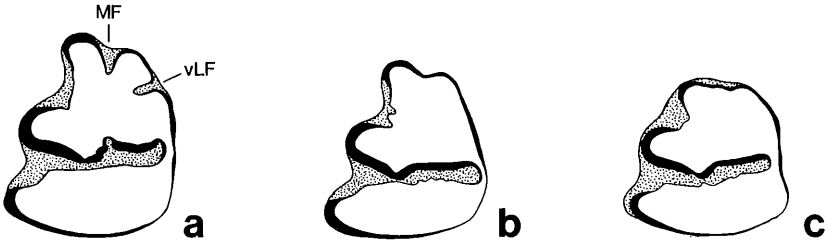

Abb. 4: P_3-Typen von *Lepus* aus Deutsch-Altenburg.
Fig. a. *Lepus* cf. *terraerubrae* KRETZOI 1956, DA 4B/69/82, mit konvexer Lingualseite, tiefer Hauptbuccalfalte und Mesialfalte MF; die hier vorhandene vordere Lingualfalte vLF ist häufiger nicht ausgebildet.
Fig. b. *Lepus* sp., DA 4B/69/71, selten auftretender Typ mit schmalem konischen Trigonid und seichter Mesialfalte.
Fig. c. Leporide indet., DA 2D/7/25, sehr seltener Typ mit kurzem breiten Trigonid.
Maßstab siehe Abb. 3.

Vorgänger von *L. europaeus* noch des Hundsheimer Hasen war. Neben einigen Varianten der Grundform (Abb. 4a) sind im Fundkomplex von Deutsch Altenburg weitere Typen nachgewiesen, die Aufmerksamkeit verdienen, da ähnliche Formen auch aus anderen Fundstellen Mitteleuropas – respektive aus tschechoslowakischen – bekannt sind (Abb. 4b und 4c). Es wird angenommen, daß sie nicht aberrante Individuen der dominanten Art sind, Typ c zeigt durch seinen kurzen gedrungenen Querschnitt mit kurzem, aber breiten Trigonid Ähnlichkeit mit *Oryctolagus*.

6. Testmöglichkeit und Ausblick

Analog zu den Ergebnissen in den Abschnitten 3 und 4 zeigt der Gegenspieler des P_3 im Oberkiefer – der P^2 – folgende Unterschiede, die als evolutive Veränderungen gedeutet werden (Abb. 5).

Hypolagus beremendensis: mediane Hauptfalte HF dominiert, einfacher Linguallobus LL (Typ I = konvex, Typ II = abgeflacht)

Hypolagus brachygnathus: Linguallobus sehr häufig konkav (LL-Typ III) oder eingefaltet (LL-Typ IV) bis zweigeteilt durch eine linguale Nebenfalte (LL-Typ IV = P^2 mit drei Falten), HF-Schenkel häufig gewellt, (NF seichter als bNF (hoch evoluierter Typ V/B in Abb. 5).

In DA $2C_1$ ist LL-Typ I mit 2,9 % (4 von 138), in DA 4B noch mit 2,1 % (1 von 47) vertreten.

Der für *Lepus* typische P^2 hat 3 Falten. Die buccale Nebenfalte bNF hat einen langen Lingualschenkel und ist in der Regel seichter als die meist deutlich ausgeprägte linguale Nebenfalte lNF. Als fortschrittliches Merkmal wird die Stufe im Lingualschenkel gewertet (Typ VI/B). Hinzuweisen ist auf die Schwierigkeit, einzelne P^2 mit 3 Falten in biharischen Faunen entweder *Lepus* oder *Hypolagus* zuzuordnen. Als Ausschlußkriterium für die „archaeolagine" ältere Gattung haben sich die

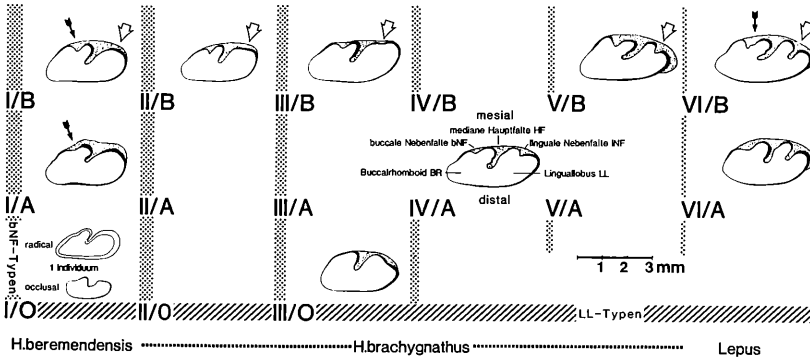

Abb. 5: Vorläufiges Morphotypenschema des P^2 von *Hypolagus* und *Lepus* aus dem Pliopleistozän von Deutsch-Altenburg, Niederösterreich, Węże (Typ I/A) und Kadzielnia (Typ I/B), Polen. Leerfelder: Position von hypothetischen oder nicht dargestellten (aber beobachteten) Typen. Weitere Erklärung im Text.

Stufe in der bNF und eine deutliche lNF in medianer Position des Linguallobus erwiesen.

In Occlusionsstellung – der Lage der Zähne bei geschlossenem Kiefer bzw. in kauender Position – liegt der Bereich des Linguallobus mit der in der Zeit zunehmenden Differenzierung über dem Trigonid des Gegenspielers P_3 im Unterkiefer (Abb. 6). Dieses ist durch die in den Abschnitten 2 bis 4 dargestellten evolutiven Veränderungen gekennzeichnet. Die funktionsmorphologischen Ergebnisse lassen sich wie folgt zusammenfassen:

- parallele Entwicklung von zusätzlichen schneidenden Strukturen in den gegenspielenden Zahnpositionen;
- Interpretation einer Effizienzsteigerung der mechanischen Nahrungsverarbeitung mit dem Gebiß als ökonomisches Prinzip;
- Induktion der Differenzierung des Linguallobus am P^2 durch die Streckung des Trigonids am P_3 nach mesial;
- Verlängerung der Zahnreihe nach vorn, wodurch eine Verlängerung bzw. Differenzierung der buccal-lingual gerichteten Hauptbuccalfalte im P_3 induziert wird;
- das typische *Lepus*-Stadium am P^2 – linguale Nebenfalte deutlich tiefer als die buccale Nebenfalte – wird von *Hypolagus* nicht erreicht;
- das rasterelektronenmikroskopische Bild des Schmelzbandes – es bildet die schneidenden Strukturen – zeigt nach den ersten Untersuchungen keine wesentlichen Unterschiede zwischen *Hypolagus* und *Lepus;*
- es ist zu vermuten, daß in der Morphologie des Schmelzbandverlaufs bereits fertige Muster der Unterstruktur verwendet werden;
- die morphologischen Unterschiede an den ersten Prämolaren P^2 und P^3 von *Hypolagus* und *Lepus* lassen sich evolutionsstratigraphisch

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

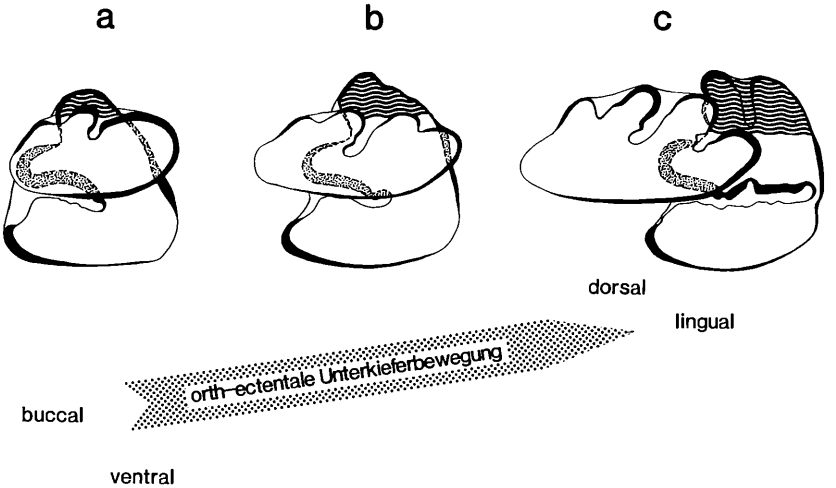

Abb. 6: Funktionsmorphologisches Schema der P^2/P_3-Entwicklung bei *Hypolagus* und *Lepus*. Projektion der Occlusalansicht des P^2 über dem P_3 in der orthectentalen Mahlphase der Kaubewegung, fortschreitend von links nach rechts. Der P^2 ist in „Ruheposition" dargestellt – der P_3 bewegt sich von buccal nach lingual. Der gewellt ausgeschiedene Bereich occludiert im Verlauf der Bewegung mit der Mesialwand der mesialen Antiklinalen (2 bei *Hypolagus*, 3 bei *Lepus* (vergleiche mit Abb. 1).
Fig. a. Beginn der Mahlphase, dargestellt an *H. beremendensis*,
Fig. b. Fortgeschrittene Mahlphase, dargestellt an *H. brachygnathus*,
Fig. c. Ende der Mahlphase, dargestellt an *Lepus terraerubrae*.

auswerten – prozentuelle Häufigkeiten einzelner Morphotypen lassen auf das Alter der Fundstelle schließen.

Mit Untersuchungen an größeren Populationen pliopleistozäner Leporidenfaunen sollen die dargestellten Ergebnisse überprüft werden. Ergänzende detaillierte Studien lassen positive Aussagen über die Evolutionsstratigraphie mit Lagomorphen erwarten.

7. Nachtrag

Beitrag zur Entwicklung der Gattung *Hypolagus* (Lagomorpha, Mammalia) im Pliopleistozän von Ungarn

Forschungsziel:

An den ältesten und jüngsten Funden, die aus ungarischen Fundstellen der Gattung *Hypolagus* aus der Familie der Leporidae (Hasenartige i. e. S.) zugeordnet werden, sollten die oben dargestellten vorläufigen Ergebnisse überprüft werden.

Material:

Es wurden Fossilreste an der Geologisch-paläontologischen Abteilung am Ungarischen Naturhistorischen Museum (UNM; Prof. Dr. D.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

JÁNOSSY) und dem Ungarischen Geologischen Institut (UGI; Dr. L. KORDOS) aus folgenden Fundstellen untersucht.

Ostramos 1 (Fundalter: Estramontium, „Mittelpliozän", ± 4 Mio. Jahre):

Ein (Prä-)Molarenfragment des Unterkiefers am UNM ist der einzige Beleg für die Präsenz eines Leporiden.

Csarnóta 1 (Fundalter: Csarnótium, Jungpliozän, ± 3,5 Mio. Jahre):

Maxille mit vollständigen Zahnreihen (UGI Ob-4724). Original von „*Lepus brachygnathus*" KORMOS, 1930.

Charakteristik des P^2 (Abb. 7e): Leicht abgeflachter Linguallobus (LL-Typ I/II).

Csarnóta 3 (Fundalter: Csarnótium, Jungpliozän, ± 3,5 Mio. Jahre):

Das nach Schichten 1–10 rohsortierte Fundgut am UNM enthielt folgendes Material: 1 P^2, 4 P_3, 2 + 3 juvenile Isup, 2 Iinf, 14 diverse P/M, 17 diverse postcraniale Elemente/Fragmente.

Charakteristik des P^2 (Abb. 7d): Linguallobus einfach konvex (LL-Typ I).

P_3 (Abb. 7a–c): Ausschließlich Trigonid-Typ I, die Hauptbuccalfalte zeigt in 2 von 4 Fällen deutlich Schlingenbildung (HBF-Typen C und C/D).

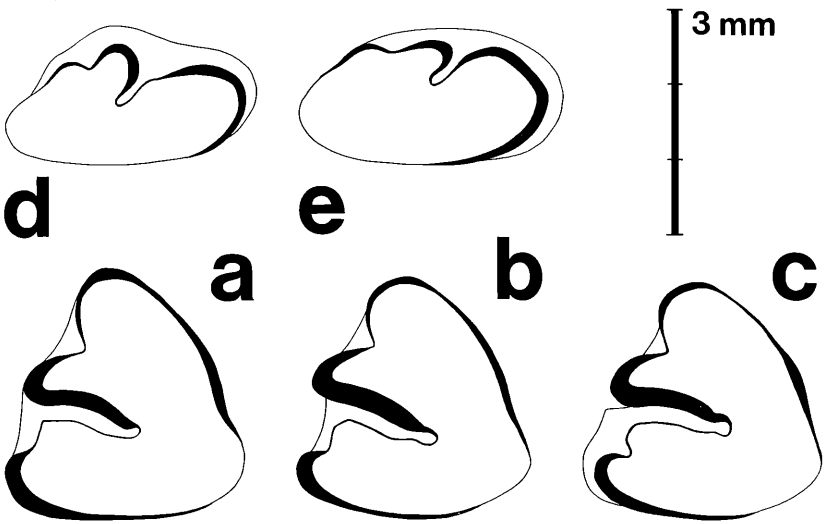

Abb. 7: Schmelzfaltenbilder der ersten Prämolaren von *Hypolagus beremendensis* PETÉNYI, 1864) aus Csarnóta, Ungarn.
Fig. a–c. Drei P_3 aus Csarnóta 3, ein weiterer P_3 entspricht Fig. a. Typen I/A, I/C und I/CD.
Fig. d. P^2 aus Csarnóta 3.
Fig. e. P_3 aus Csarnóta 1 (UGI Ob-4724).

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Villány 3 (Jungvillányium, Ältestpleistozän):

Linke Mandibel mit vollständiger Zahnreihe P_3–M_3 (UGI Ob-3689). Das Objekt wird als Typus von „*Lepus brachygnathus*" KORMOS, 1930 mit der Fundortbezeichnung „Villany Kalkberg" aufbewahrt.

Charakteristik des P_3 (Abb. 8a): Gestrecktes Trigonid (Typ I/II), sehr deutliche Schlingenbildung (Eintiefung) der Hauptbuccalfalte (HBF-Typ D). Die buccale Talonidwand ist hoch, die Schmelz-Dentin-Grenze ohne deutliche Konkavität (Talonid-Typ d).

Kövesvárad (Jungbiharium, oberstes Altpleistozän):

Nach JÁNOSSY 1986 der bislang jüngste Nachweis von *Hypolagus* in Ungarn: 1 P^2 (UNM V 63/280), 1 P/Msup., 1 proximales Radiusfragment, 1 P_3 (V 63/282). Charakteristik des P^2 (Abb. 8b): Bilobater Linguallobus mit mäßig tiefer lingualer Nebenfalte (LL-Typ V), seichte buccale Nebenfalte (bNF-Typ B).

P_3 (Abb. 8c): Gestrecktes Trigonid mit mesialer Einfaltung (Trigonid-Typ III), einfache Hauptbuccalfalte (HBF-Typ A), hohes Talonid mit schwacher Einziehung der Schmelz-Dentin-Grenze (Typ b/c).

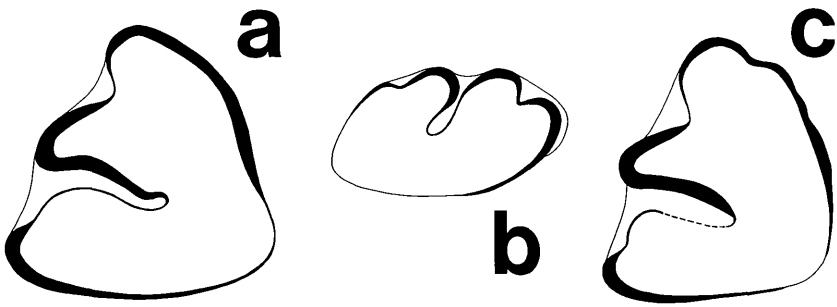

Abb. 8: Schmelzfaltenbilder der ersten Prämolaren von *Hypolagus brachygnathus* KORMOS, 1930 aus Villány 3 und Kövesvárad, Ungarn.
Fig. a. P_3 aus Villány 3 (UGI Ob-3689), Typ I/II/D.
Fig. b. P^2 aus Kövesvárad (UNM V 63/280).
Fig. c. P_3 aus Kövesvárad (UNM V 63/282), Typ V/A.
Maßstab siehe Abbildung 1.

Interpretation der Beobachtungen:

– In den ältesten – „mittelpliozänen" – Fundstellen sind Vertreter der Hasenartigen i. e. S. (Leporidae) noch relativ untergeordnetes Faunenelement. Diese sind ausschließlich als *Hypolagus beremendensis* PETÉNYI) zu klassifizieren. Trotz des einfachen gleichseitig-dreieckigen Querschnitts des ersten unteren Prämolaren (P_3) zeigt sich die Tendenz zur Eintiefung der als unterer Scherenbalken funktionierenden Hauptbuccalfalte. Diese Beobachtungen stimmen mit jenen überein, die an den Funden von Deutsch-Altenburg

DA 9, DA 20 und DA 21, Niederösterreich, zuerst festgestellt worden sind.

- Der Unterkieferast von Villány 3 ist aufgrund seines P_3 nach dem obigen Morphotypen-Schema *Hypolagus brachygnathus* KORMOS zuzuordnen.
- In FLADERER 1987 wird eine taxonomische Aufgliederung der in Europa als monospezifisch geltenden Gattung *Hypolagus* vorgeschlagen. In diesem Zusammenhang hat *H. beremendensis* PETÉNY, 1864) Priorität vor *H. brachygnathus* KORMOS, 1934. Mit der Sichtung des Originals von „*Lepus brachygnathus*" von Villány 3 wird diesem die Berechtigung als Typus von *Hypolagus brachygnathus* zuerkannt.
- Der zeitlich den Übergang zum Mittelpleistozän markierende *Hypolagus* von Kövesvárad stellt eine höher evoluierte Form von *H. brachygnathus* dar.
- Eine erste Untersuchung der Gattung *Hypolagus* in Ungarn in einer laufenden Studie an den Lagomorphen von Deutsch-Altenburg, Niederösterreich, bestätigt die oben (S. 128) als vorläufig erachteten Ergebnisse von dessen Evolution.

Literatur

ARDRAN, G. M., KEMP, F. H. & RIDE, W. D. L. (1958): A radiographic analysis of mastication in the domestic rabbit: *Oryctolagus cuniculus* (L.). – Proc. Zool. Soc. London, **130:** 257–274, 5 figs., 7 pls., London.

DAWSON, M. R. (1958): Later Tertiary Leporidae of North America. – Univ. Kansas Paleont. Contrib., Vertebrata, **6:** 1–75, 39 figs., 15 tabs., 2 pls., Lawrence.

FEJFAR, O. (1961): Die plio-pleistozänen Wirbeltierfaunen von Hajnáčka und Ivanovce (Slowakei), ČSSR. III. Lagomorpha. – N. Jb. Geol. Paläontol., Mh., **5:** 267–282, 6 Abb., Stuttgart.

FLADERER, F. A. (1984): Das Vordergliedmaßenskelett von *Hypolagus beremendensis* und *Lepus* sp. (Lagomorpha, Mammalia) aus dem Altpleistozän von Deutsch-Altenburg (Niederösterreich) – Beitr. Paläont. Österr., **11:** 71–148, 29 Abb., 33 Tab., Wien.

JÁNOSSY, D. (1963): Die altpleistozäne Wirbeltierfauna von Kövesvárad bei Répáshuta (Bükk-Gebirge). – Ann. Hist.-nat. Mus. Nation. Hungar., **55:** 109–140, 3 Abb., Budapest.

JÁNOSSY, D. (1986): Pleistocene vertebrate faunas of Hungary. – Developments in paleontology and stratigraphy **8,** 205 pp., Elsevier, Amsterdam.

KOENIGSWALD, W. von (1972): Sudmer-Berg-2, eine Fauna des frühen Mittelpleistozäns aus dem Harz. – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **141:** 194–221, 19 Abb., Stuttgart.

KORMOS, T. (1934): Zur Frage der Abstammung eurasiatischer Hasen. – Allattani Közlemenyék, **31:** 5–78, 3 Abb., Budapest.

KOWALSKI, K. (1958): An Early Pleistocene fauna of small mammals from the Kadzielnia hill in Kielce (Poland). – Acta Palaeont. Pol., **3** (1): 1–47, 24 figs., Warszawa.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

KRETZOI, M. (1956): Die altpleistozänen Wirbeltierfaunen des Villányer Gebirges. – Geol. Hungar., Ser. Palaeont., **27:** 1–264, 4 Abb., 1 Tab., Budapest.
KRETZOI, M. (1962): Fauna und Faunenhorizont von Csarnóta. – Jber. Ungar. Geol. Anst., **1959:** 267–395, 10 Abb., 5 Taf., Budapest.
LOPEZ MARTINEZ, N. (1985): Reconstruction of cranioskeletal features in the order Lagomorpha. – In: LUCKETT, P. W. & HARTENBERGER, J.-L. (eds.): Evolutionary relationships among rodents. A multidisciplinary analysis. – 151–189, 6 figs., 6 tbls., Plenum Press, New York & London.
MAIS, K. & G. RABEDER (1984): Das große Höhlensystem im Pfaffenberg bei Bad Deutsch-Altenburg (Niederösterreich) und seine fossilen Faunen. – Die Höhle, **35:** 213–230, 6 Abb., Wien.
SCHREUDER, A. (1937): *Hypolagus* from the Tegelen clay; with a note on recent *Nesolagus*. – Arch. Néerl. Zool., **2:** 225–239, 7 figs., pl. II, Leiden.
SULIMSKI, A. (1964): Pliocene Lagomorpha and Rodentia from Węże 1 (Poland). – Acta Palaeont. Pol., **9** (2): 149–261, 25 figs., 26 tbls., 16 pls., Warszawa.
SYCH, L. (1965): Fossil Leporidae from the Pliocene and Pleistocene of Poland. – Acta Zool. Cracov., **10** (1): 1–88, 30 figs., 23 tbs., pls. I-VII, Kraków.
SYCH, L. (1980): Lagomorpha (Mammalia) from the Pliocene and Early Pleistocene of Poland. – Folia quaternaria, **51:** 57–64, 3 tbs., pls. I–II, Kraków.
VAN DER MEULEN, A. J. (1975): Middle Pleistocene mammals from the Monte Peglia (Orvieto, Italy) with special reference to the phylogeny of *Microtus* Arvicolidae, Rodentia). – Quaternaria, **17:** 1–144, 41 figs., 15 tbs., 11 pls., Roma.